Bull. Ecol., 1980, t. 11, 1, p. 1-10.

INFLUENCE SUR LA VÉGÉTATION HERBACÉE DE L'OUVERTURE DE TROUÉES DANS LES RÉSERVES BIOLOGIQUES DE LA FORÊT DE FONTAINEBLEAU

par André FAILLE

Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, Université Paris VII, Route de la Tour Denecourt, 77300 Fontainebleau

RÉSUMÉ

L'ouverture de trouées dans les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau conduit à une diversité du tapis herbacé plus grande que sous futaie, malgré l'absence d'espèces caractéristiques des associations de clairières : à travers trois groupements forestiers s'individualisent cinq ensembles floristiques résultant de la combinaison de sept groupes écologiques distincts par leurs exigences ioniques. La réaction du sol est conditionnée, non seulement par la profondeur du substrat calcaire, mais aussi par l'intensité et la durée du rayonnement solaire, elle-même fonction des dimensions de la trouée.

SUMMARY

In the biological reserves of Fontainebleau forest, where one recognizes three vegetal associations, the clearing leads to a larger diversity of the herb layer, in spite of the absence of characteristic species of glade associations : five local types have been distinguished floristically, resulting in the combination of seven ecological species groups, these are distinct by their tolerance to pH. This last factor is influenced, not only by the depth of calcareous substrate, but also by the intensity and the duration of the solar radiation, depending on the extent of the opening.

REMERCIEMENTS.

Le dépouillement et le classement des relevés floristiques a pu être réalisé sur ordinateur grâce à l'amabilité de Monsieur le Professeur GUINOCHET qui avait bien voulu, à cette occasion, nous accueillir dans son laboratoire de l'Université Paris XI à Orsay.

Nous tenons à lui exprimer ici toute notre reconnaissance.

INTRODUCTION

Les parcelles en réserve biologique de la forêt de Fontainebleau, non soumises à l'exploitation ou très modérément exploitées depuis au moins trois siècles, constituent un extraordinaire champ d'expérience naturelle où l'on peut espérer appréhender le fonctionnement et l'évolution éventuelle d'un écosystème sylvestre livré à lui-même. De nombreux travaux y ont été réalisés, notamment dans le cadre du P. B. I. (LEMÉE, 1978).

En ce qui concerne la végétation, trois associations ont été décrites (LEMÉE, 1966); elles sont en étroite corrélation avec les types pédologiques (BOUCHON *et al.*, 1973).

Une hêtraie herbeuse, rattachée à l'ordre du *Fagetalia,* à strate herbacée dominée par l'une ou l'autre des quatre espèces suivantes : *Brachypodium silvaticum* Beav., *Melica uniflora* Retz., *Festuca heterophylla* Lmk., *Ruscus aculeatus* L. recouvre un sol lessivé à humus de type mull acide.

Une association de l'ordre du *Quercetalia robori petraeae,* hêtraie pure ou mélangée de quelques vieux chênes sessiles, à strate herbacée très clairsemée, est établie sur des sols podzoliques et sur un podzol dont l'humus est un mor.

Un groupement intermédiaire entre les deux précédents, représenté par une hêtraie mêlée de quelques chênes sessiles est supportée par des sols présentant un début de podzolisation et dont l'humus est généralement un moder. La strate herbacée, abondante, comporte en mélange les acidophiles du *Quercetalia robori-petraeae* et les espèces les plus tolérantes du *Fagetalia.*

Nous nous proposons d'aborder ici les modifications du tapis herbacé consécutives à l'ouverture de trouées. Celles-ci, toujours spontanées à l'exception de quelques rares abattages des vieux arbres jugés dangereux à proximité des routes, résultent de deux causes principales : la mort sur pied, ça et là, d'un sujet devenu trop âgé et la chute, sous l'effet des tempêtes, isolément ou par petits groupes, d'arbres d'âges variés. Les dimensions et la durée de ces trouées sont donc très diverses, du simple « puits » vite refermé à la vaste clairière plus ou moins durable.

Les transformations apportées par les éclaircies et les coupes dans la composition floristique des forêts ont déjà fait l'objet de nombreux travaux et des associations de clairières ont été décrites, différant les unes des autres selon le type de forêt et l'âge de la trouée (GUINOCHET, 1973 a).

Cependant, la notion même d'association de clairière a pu être mise en doute : selon WAGNER (1969) la plupart des espèces caractéristiques existent en dehors des trouées; leur réunion et leur apparente liaison à ce milieu s'expliquerait surtout par l'absence de compétition; elle résulterait en grande partie de l'activité humaine qui maintient d'un côté des clairières et des lisières et de l'autre des forêts denses.

Par ailleurs, les premières approches réalisées par LEMÉE (1966) dans les clairières des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau ne lui ont pas permis de retrouver des groupements bien individualisés. Il a surtout observé une évolution quantitative de la végétation herbacée, variable selon l'association silvatique et l'exposition au rayonnement solaire.

MÉTHODES

L'étude floristique des clairières, entreprise dès 1968 selon la méthode phytosociologique Zurichomontpellieraine a été poursuivie durant près d'une dizaine d'années par l'observation périodique des stations les plus caractéristiques. Une quarantaine de trouées avaient été initialement retenues, réparties à travers les deux parcelles en réserve intégrale (Tillaie et Gros Fouteau), dans toutes les associations de futaie et sur tous les types de sols; nombre d'entre elles, hétérogènes en première observation avaient fait l'objet de plusieurs relevés portant ainsi à plus de cent le nombre total de ceux-ci. Le dépouillement et le classement des listes floristiques a été réalisé par ordinateur, selon la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (GUINOCHET, 1973 b), sur la base du seul caractère présence absence. Quelques ajustements ont cependant dû être réalisés selon la méthode manuelle traditionnelle de l'analyse phytosociologique; ils ont conduit :

— à regrouper les relevés de certains secteurs primitivement distingués dans une même clairière;

— à reconsidérer la place de quelques relevés assez pauvres en espèces et que, de ce fait, l'analyse factorielle ne saurait situer avec précision;

— à éliminer enfin les relevés les plus pauvres, impossibles à classer. Près de cinquante relevés ont alors été retenus afin d'élaborer un tableau synthétique.

Quelques caractères du milieu ont été évalués dans les stations les plus représentatives des divers groupements :

— type pédologique et profondeur du sol par sondage à la tarière;

— pH de l'horizon A1 par mesure au laboratoire sur suspension 1/1 de terre et d'eau distillée;

— rayonnement énergétique solaire relatif en phénophase feuillée, à partir de photographies hémiphériques, selon une méthode d'exploitation manuelle comparable à celle proposée par BROWN et WORLEY (1965).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. GROUPEMENTS FLORISTIQUES DES CLAIRIÈRES.

Le tableau synthétique (tabl. 1) traduit la composition et la diversité floristique des clairières ouvertes dans les deux parcelles en réserve que nous avons explorées.

A partir d'un fond commun, constitué par les espèces silvatiques les plus fréquentes, deux grands ensembles se différencient : les colonnes A et B correspondent à des stations où sont localisées les espèces herbacées les plus exigentes de la futaie : *Moehringia trinervia, Stellaria holostea, Epilobium montanum, Athyrium filix foemina*, etc., ainsi que des germinations de frêne. Les groupes D et E sont caractérisés par la disparition des espèces neutrophiles précédentes et par la plus grande fréquence des acidophiles : *Carex pilulifera, Pteridium aquilinum*, et germinations de chêne (*Quercus sessiliflora*). Le groupe C occupe une situation intermédiaire.

Les deux ensembles extrêmes se subdivisent assez bien : dans le premier, A se distingue de B par la présence d'espèces neutrophiles dont certaines, héliophiles, sont absentes des futaies (*Galium aparine, Epilobium tetragonum, Juncus effusus*), d'herbes silvatiques comme *Scrofularia nodosa* et *Vicia sepium*, et de jeunes frênes, érables champêtres et prunelliers. Dans le groupe des stations plus acidophiles, la disparition de l'euphorbe, de l'anémone, du *Poa nemoralis, du Polystichum filix-mas* etc. et la présence de trois mousses (*Dicranella heteromalla, Leucobryon glaucum* et *Hypnum cupressiforme*) distinguent bien E et D. Les relevés réunis en C, moins bien caractéristisés, semblent marquer une transition entre l'ensemble A, B et les groupes D et E; dépourvu des espèces les plus exigentes, caractéristiques des premiers, et des acidophiles fréquentes dans les seconds, il est essentiellement constitué par les herbes les plus communes de l'association des *Fagetalia*. On y note cependant la présence d'un petit lot de plantes que, curieusement, on ne rencontre guère, par ailleurs, que dans le groupe A : *Agropyrum caninum, Calamintha silvatica, Carex pallescens, Teucrium scorodonia* et même le *Carex glauca* qui, bien que présent dans les autres groupes, y est beaucoup moins fréquent.

En résumé, sept ensembles d'espèces qui semblent bien constituer des groupes écologiques différant entre eux par leurs exigences et leurs amplitudes ioniques, se combinent, dans les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau, pour former cinq groupements floristiques distincts. Ces groupements ne sont pas nettement tranchés mais, au contraire, liés par des formes de transition. Ainsi que le souligne LEMÉE (1966) les espèces rudérales, les caractéristiques des associations de clairières, les arbres et les arbustes héliophiles n'apparaissent que rarement : l'*Epilobium angustifolium* est très rare, la *Digitalis purpurea*, le *Senecio silvaticus*, et les *Verbascum* sont totalement absents. On peut seulement noter, dans les groupes D et E, la présence du *Carex pilulifera* différentielle de l'*Epilobion angustifolii*, groupement pauvre des forêts acidophiles (GUINOCHET, 1973 a); celle, dans tous les groupements, du *Lonicera periclimenum* et des *Rubus*, caractéristiques du *Lonicero Rubion silvatici* et, rarement, de *Fragaria vesca* et d'*Eupatorium cannabinum;* encore la première fut-elle rencontrée dans les groupes extrêmes. Enfin, la *Phytolacca decandra*, signalée par BOURNERIAS (1968) comme représentative des coupes sur sol neutre, n'est pas rare mais s'observe ici surtout dans les groupes D et E.

A défaut d'espèces caractéristiques, c'est souvent le développement d'héliophytes sociales qui confère à ces clairières leur plus grande originalité. Outre la fougère aigle et les ronces, dont l'extension dans un tel milieu est un phénomène banal, il n'est pas rare de trouver à Fontainebleau des peuplements

TABLEAU 1

Tableau synthétique des relevés floristiques de Clairières.

Pour chaque espèce sont indiqués : le nombre de relevés où l'espèce est présente (chiffres de la première colonne) et les coefficients d'abondance-dominance extrêmes.

Groupes	A	B	C	D	E
Nombre de relevés	8	12	6	14	9
Recouvrement en %	100	70-100	70-100	40-80	10-80
Galium aparine	6 + 2	1 +			
Scrofularia nodosa	6 + 1	4 +			
Vicia sepium	6 + 1				
Epilobium tetragonum	4 +				
Juncus effusus	4 + 1				
Luzula forsteri	3 +				
Carex Pairaei	2 +	1 + 1			
Fraxinus excelsior (arbuste)	4 + 1	1 +			
Acer campestre (arbuste)	3 +				
Prunus spinosa (arbuste)	3 + 1				
Moehringia trinervia	5	7 +			
Stellaria holostea	5 + 2	4 + 2			
Epilobium montanum	3 +	2 +			
Holcus lanatus	2 + 2	1 +			
Athyrium filix-foemina	2 +	2 +		1	
Bromus asper	1 +	3 +			
Milium effusum		2 +			
Galeopsis tetrahit		2 +			
Carex depauperata		2 +	1 +		
Veronica montana	1 +		1 +		
Fraxinus excelsior (germ.)	3 +	2 +			
Euphorbia amygdaloïdes	8 + 1	11 + 1	6 + 1	12 + 1	
Poa nemoralis	6 + 3	6 + 1	4 + 2	1 + 2	
Polystichum filix-mas	2 +	3 +		1 +	
Anemone nemorosa	4 +	8 + 1	4 + 1	11 + 1	
Holcus mollis	2 +	2 + 13	1 +	3 + 1	
Brachypodium pinnatum	1 + 3	1 + 5	2 + 35	4 + 15	
Brachypodium silvaticum	8 + 5	10 + 4	5 + 13	12 + 3	1
Viola silvestris	8 + 3	11 + 1	6 + 1	14 + 2	1
Ruscus aculeatus	8 + 2	12 + 2	5 + 2	13 + 2	1
Mycelis muralis	5 +	8 + 1	3 +	10 + 1	2
Carex silvatica	2 +	1 + 1		1 +	1
Festuca heterophylla	8 + 3	10 + 4	6 + 3	13 + 3	3 + 2
Melica uniflora	8 + 3	12 + 2	6 + 13	14 + 2	6 + 2
Hedera helix	8 + 2	12 + 1	6 + 1	12 + 1	7 +
Rubus fruticosus	8 + 3	11 + 5	6 + 1	13 + 3	6 +
Veronica officinalis	3 +	4 +	1 +	5 +	
Calamagrostis epigeios	4 + 5	1 + 5	1 + 4	5 + 3	5 +
Dactylis glomerata	4 + 2	1 +	4 + 1	9 + 1	1 +
Lonicera periclimenum	4 +	3 +	3 + 1	7 + 1	3 +
Polystichum spinulosum	1 +			2 +	1 +
Deschampsia flexuosa	3 +	2 +	4 + 1	6 +	7 +
Polytrichum formosum	2 +	7 +	2 + 1	10 +	9 +
Fagus silvatica (arbuste)	5 +	4 +	4 +	5 +	3 +
Fagus silvatica (germ.)	6 +	8 +	4 +	13 +	9 +
Carpinus betulus (germ.)	4 +	9 +	1 +	13 +	8 +
Carex glauca	4 +	2 +	4 + 1	4 +	1 +
Agropyrum caninum	3 +		3 +		
Teucrium scorodonia	1 +		5 +		
Calamintha silvatica	1 +		1 +		
Carex pallescens	1 +		1 +		

Tableau 1 (*suite*)

Groupes	A	B	C	D	E
Nombre de relevés	8	12	6	14	9
Recouvrement en %	100	70-100	70-100	40-80	10-80
Carex pilulifera	2 + 2	3 +	2 + 1	10 + 1	9 + 3
Pteridium aquilinum	1 + 1	1 +	1 +	9 + 1	8 + 1
Quercus sessiliflora (germ.)	1 +	3 +	4 +	11 + 1	8 + 1
Ilex aquifolium (arbustes)	1 +	2 +	1 +	10 + 1	3 +
Ilex aquifolium (germ.)				5 + 1	7 + 1
Betula verrucosa (germ.)	1 +			1 +	2 +
Pinus silvestris (germ.)				1 +	3 +
Hieracium murorum	1 +			2 +	1 +
Hypericum pulchrum				2 +	1 +
Thuidium tamaricinum				1 +	1 +
Dicranella heteromalla					6 +
Leucobryum glaucum				2 +	6 +
Hypnum cupressiforme					4 +
Espèces peu fréquentes					
Hypericum perforatum	1 +	1 +			1 +
Sarothamnus scoparius	2 + 2	1 +			
Deschampsia coespitosa	1 +				
Urtica dioïca	2 + 2	1 +			
Phytolacca decandra	1 +			2 +	2 +
Festuca gigantea	2 +	1 +	1 +	2 +	
Endymion non scriptum				1 +	
Molinia coerulea				1 +	
Anthoxantum odoratum				1 +	
Polygonatum vulgare		1 +		1 +	
Melittis melissophyllum			2 +		
Epilobium angustifolium				1 +	2 +
Fragaria vesca	1 +	1 +		1 +	
Eupatorium cannabinum		1 +			

denses de *Brachypodium pinnatum* ou de *Calamagrostis epigeios*. La première, calcicole, demeure localisée sur les sols peu profonds et, de ce fait, ne joue qu'un rôle discret dans les parcelles en réserve où le « limon » sableux est généralement épais; la seconde, au contraire, capable de croître dans des situations édaphiques variées, couvre une fraction non négligeable des surfaces déboisées.

L'extrême rareté, dans des parcelles pratiquement soustraites à toute intervention humaine, des espèces caractéristiques des associations de clairière décrites par les phytosociologues tendrait à confirmer l'hypothèse de Wagner (1969) sur l'origine anthropogène de ces groupements. Cependant, les coupes forestières réalisées dans des parcelles voisines ne nous ont pas mieux permis d'observer ces espèces caractéristiques dont l'absence semble bien être un phénomène local.

2. Relation des groupes floristiques avec le milieu.

L'analyse floristique ayant conduit à distinguer cinq groupements, il apparait au stade des clairières une plus grande diversité que dans les futaies où Lemée (1966) a décrit trois associations. Plus que de l'introduction d'espèces heliophiles, toujours peu

TABLEAU 2

Conditions stationnelles des clairières.

Groupe	Localisation	Association de futaie	Type	SOL Profondeur (cm)	pH A_1	Rayonnement reletif (%)	Date ouverture
A	T M3	Fagetalia	Lessivé	60	5,8	45	1964
	T K9			50	6,4	48	1964
	T I10			60	6,0	38	anc.
	T J11			50	7,4	Ombr.	anc.
B	T M3			100	4,9	29	1964
	T K9			50	5,9	43	1964
	T C8			80	4,3	27	1967
	T B9			120	4,4	Ombr.	1967
	T C9			80	4,4	12	1965
	T A9			75	4,5	15	1964
C	T A16E			70	4,9	Ensol.	1964
	T A16W			80	5,0	19	1967
	T D20			80	5,8	Ombr.	1967
	T G18			50	5,5	Ombr.	1967
D	T C8			110	4,0	14	1967
	T C13			170	4,3	Ensol.	1967
	T D17			70	3,9	Ombr.	anc.
	T E17	Intermédiaire		100	3,7	Ombr.	anc.
	GF 6			100	3,9	Ombr.	1967
	GF 8			80	3,6	53	anc.
	GF 9			80	4,0	9	anc.
E	GF 6			100	3,6	47	1967
	GF 9	Quercetalia	ocre podz. à podzol.	80	3,9	35	anc.
	GF 3			80	3,9	Ensol.	anc.
	GF 4			80	3,7	Ombr.	anc.
	TC 11			150	3,7	Ensol.	1967
	TC 14		Podz.	170	3,4	Ensol.	1967

Localisation : T = La Tillaie ; les chiffres et lettres permettent de situer les clairières sur les cartes des figures 1 et 2. GF = Le Gros Fouteau ; le chiffre est un simple repère distinctif.
Rayonnement relatif en phénophase feuillée : « Ensol » : le rayonnement solaire direct atteint le sol pendant plus d'une demie journée ($R > 50$ %) ; « ombr. » : le rayonnement solaire direct n'atteint jamais le sol ($R < 10$ %).
Dates d'ouverture : Quelques clairières résultent de coupes pratiquées à proximité des routes (1964) ; beaucoup ont été ouvertes à la suite de tempêtes (1967) ; les plus anciennes sont notées « anc. ».

nombreuses, cette diversité du tapis herbacé des trouées doit résulter de l'action, sur le fond de la végétation silvatique, des divers facteurs du milieu. Un certain nombre de ceux-ci ont donc été évalués dans quelques stations représentatives des divers groupements : associations forestières, type pédologique, profondeur du sol, pH de l'horizon A1, rayonnement énergétique solaire relatif. L'humidité édaphique, facteur important de la distribution des espèces végétales, varie peu sur l'ensemble du territoire étudié; aussi n'a-t-elle pas été prise en considération. L'âge des clairières pouvant intervenir dans la composition floristique, celui-ci a été noté chaque fois qu'il était connu. Le tableau 2 résume ces caractères, cependant que les figures 1 et 2 permettent, pour la parcelle dite « La Tillaie », de



FIG. 1. — La Tillaie. Carte simplifiée des sols et localisation des clairières (Ech. 1/2500).
A à E : Groupement floristiques des clairières.
L : Sols bruns et lessivés.
np : Sols « néopodzoliques » (lessivé podzolique et ocre podzolique).
P : Sols podzoliques etPodzols.

situer les stations par rapport aux sols et aux associations végétales silvatiques.

Toutes les clairières floristiquement rattachées au groupe A sont ouvertes dans les parties les plus riches de l'association des *Fagetalia,* caractérisées par des espèces telles que *Stellaria holostea, Athyrium filix-foemina* et *Vicia sepium.* Le sol, de type lessivé, y est toujours peu profond et à humus peu acide, voire neutre.

Le groupe B réunit également des trouées ouvertes dans l'association des *Fagetalia,* mais elles correspondent à des régions des parcelles où le sol est plus épais, l'humus plus acide et où les espèces précédemment citées sont rares, sinon absentes. Deux secteurs de clairières par ailleurs rapportées au groupe A s'y retrouvent; l'un deux correspond à un abaissement local de la table de calcaire de Beauce, l'autre ne reflète sans doute qu'une variation aléatoire de la composition floristique.

Les clairières rapportées au groupe C sont localisées, comme les précédentes, dans des secteurs de l'association des *Fagetalia* où font défaut les espèces silvatiques les plus exigeantes. La profondeur du sol et le pH de l'humus les situent cependant entre les deux premiers groupes. L'exposition, pas mieux que les caractères édaphiques, ne permet de rendre compte de leurs particularités floristiques. Tout au plus la date d'ouverture des trouées, relativement récentes dans l'ensemble, les distinguerait des clairières précédentes.

Au groupe D se rattachent essentiellement des clairières ouvertes dans le groupement intermédiaire sur sol relativement profond et accusant un début de podzolisation; l'horizon A est nettement plus acide

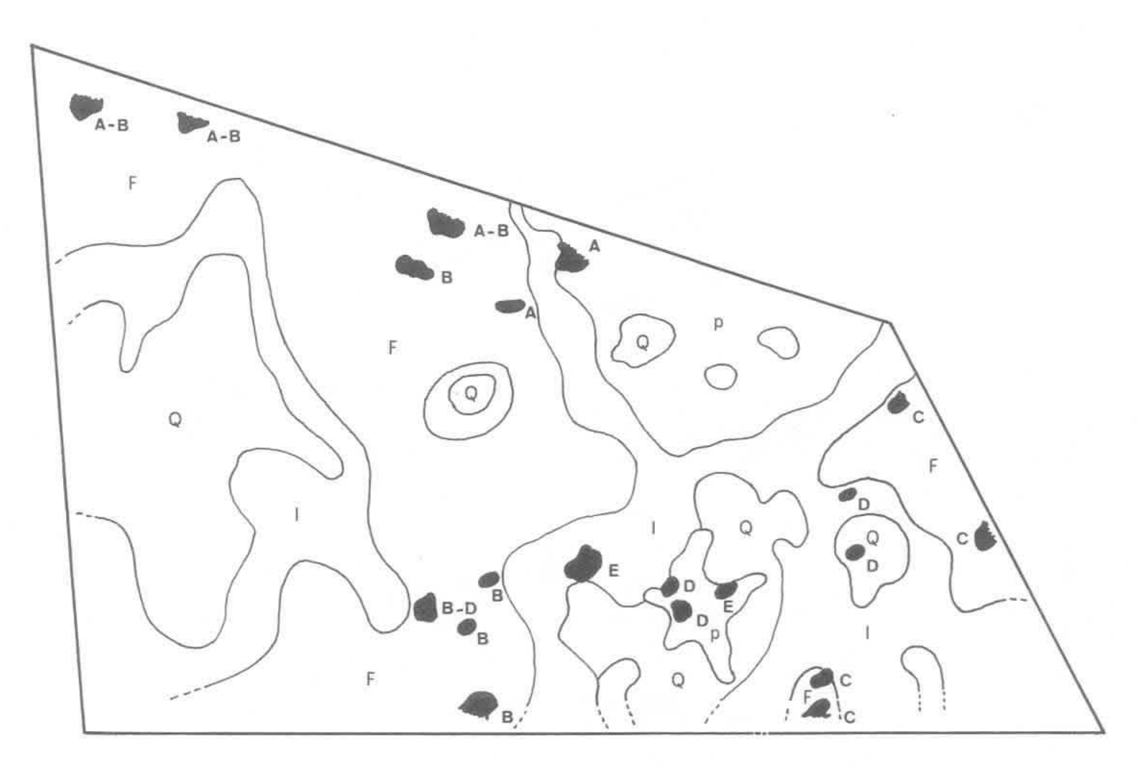


Fig. 2. — La Tillaie. Associations forestières et localisation des clairières (Ech. 1/2500).
A à E : Groupements floristiques des clairières.
F : Hêtraie des *Fagetalia*.
I : Groupement intermédiaire.
Q : Association des *Quercetalia rabori petraeae*.
p : Clairières à *Pleridium aquilinum*.

que dans les stations précédentes. Un secteur d'une clairière, par ailleurs située dans le groupe B, se retrouve ici (TC8); la différence de composition floristique semble, comme précédemment, liée à l'épaisseur du sol.

Le groupe E, enfin, rassemble des stations issues de deux associations forestières différentes; d'une part des trouées ouvertes dans l'association des *Quercetalia robori-petraeae,* sur sol assez profond, plus ou moins podzolisé; d'autre part des secteurs bien ensoleillés de clairières du groupement intermédiaire dont les parties ombragées se rattachent au groupe D. L'ensoleillement prolongé aurait ainsi provoqué, en accord avec Lemée (1937 et 1966) et Duchaufour (1948 et 1953) une acidification de la surface. Une de ces stations (TC 13), d'ailleurs jeune lors de nos premières investigations, semblait alors avoir échappé à ce processus d'acidification malgré des conditions particulièrement propices (sol très profond et ensoleillement direct prolongé); l'évolution ultérieure fut toutefois caractérisée par l'extension d'espèces acidophiles, notamment *Polytrichum formosum* et *Carex pilulifera.* Le même phénomène a d'ailleurs pu être observé dans quelques autres clairières du groupe D.

Bien que certaines trouées ouvertes dans le groupement intermédiaire, sur sol légèrement podzolisé, aient trahi, par le développement de diverses espèces, une lente acidification de la surface du sol, la composition floristique des clairières n'a généralement pas subi de profondes modifications. L'évolution a été le plus souvent caractérisée par l'installation et l'extension d'espèces sociales plus ou moins héliophiles : *Rubus fruticosus,* surtout abondant sur

sol lessivé, *Calamagrostis epigeios,* sur tous les profils à l'exception des podzols; *Pteridium aquilinum,* dans les situations édaphiques les plus diverses et, plus rarement, *Brachypodium pinnatum,* localisé sur les sols lessivés les moins profonds.

Les cinq groupements floristiques des clairières se distribuent assez régulièrement le long d'un gradient de pH; aussi doit-on pouvoir considérer les sept ensembles d'espèces qui les caractérisent comme des groupes écologiques se distinguant par leurs exigences ioniques. La distribution habituelle de ces plantes dans la région parisienne (BOURNERIAS, 1968) permet de confirmer la réalité de la plupart de ces groupes et d'en préciser les exigences :

— *Groupe 1.* Les espèces qui le composent (*Galium aparine, Scrofularia nodosa, Vicia sepium...*) sont des hôtes habituels de forêts établies sur limon frais à nitrification active (Ormaie rudérale et Aulnaie peupleraie), sur calcaire plus ou moins profond (chênaie frênaie calcicole) ou, au moins, sur sol brun à humus doux (chênaie charmaie); nous les qualifierons de *Neutrophiles exigentes.*

— *Groupe 2.* (*Moehringia trinervia, Stellaria holostea, Milium effusum...*). Pour la plupart caractéristiques de la chênaie charmaie, certaines de ces plantes se rencontrent aussi, normalement, dans la hêtraie calcicole ou dans les faciès les moins acides de la chênaie sessiliflore, parfois dans ces deux derniers groupements, comme c'est le cas pour la *Moehringia;* on peut donc les considérer comme des *neutrophiles tolérantes.*

— *Groupe 3.* (*Euphorbia amygdaloides, Poa nemoralis, Polystichum filix mas...*). Egalement caractéristiques de la chênaie charmaie, toutes ces espèces croissent aussi, fréquemment, dans des forêts plus acides, telles que la hêtraie chênaie acidophile et la chênaie sessiliflore; elles sont donc *neutro-acidophiles.*

— *Groupe 4.* Il réunit la plupart des espèces du sous bois des réserves biologiques. Ces plantes se rencontrent, plus ou moins abondantes, dans toutes les clairières, quelle que soit l'association forestière dans laquelle celles-ci se situent; ce sont donc des *espèces euryioniques.* Il est vraisemblable, cependant, que les plus exigentes sont favorisées dans les clairières jeunes par la minéralisation et, notamment, la nitrification qu'induit précocement l'exposition au rayonnement solaire (FAILLE, 1975 a) alors que l'acidification qui intervient dans certaines clairières âgées conduit au développement des espèces du moder et du mor.

— *Groupe 5.* C'est le moins bien défini, il rassemble un petit nombre d'espèces aux exigences apparemment diverses si l'on se fie à leurs localisations habituelles. Elles sont pour la plupart neutrophiles ou faiblement acidophiles (pH $\geqslant$ 5 dans nos stations) et leur exclusion quasi totale du groupe B nous demeure encore énigmatique.

— *Groupe 6.* (*Carex pilulifera, Pteridium aquilinum, Ilex aquifolium...*). Ce sont là des espèces caractéristiques ou, au moins, fréquentes de la chênaie sessiliflore. Colonisant les clairières dont le pH de l'humus est compris entre 3,6 et 4,3, elles sont typiquement *acidophiles.*

— *Groupe 7.* Ces trois mousses (*Dicranella heteromalla, Leucobryum glaucum* et *Hypnum cupressiforme*), hôtes habituels des chênaies acidophiles, ne se rencontrent dans nos stations que sur des sols à pH inférieur à 4; on peut les qualifier d'*acidophiles strictes.*

En résumé la composition floristique des clairières est en étroite corrélation avec la réaction du sol, agent de discrimination de groupes écologiques assez bien individualisés. Dans l'association des *Fagetalia,* sur « limon » peu épais, le facteur initial, contrôlant le pH, semble bien résider dans les différences de profondeur de la table de calcaire de Beauce; cependant que dans le groupement intermédiaire au sol épais en voie de podzolisation, l'exposition jouerait le rôle primordial. Enfin, dans l'association des *Quercetalia robori-petraeae,* les trouées ne peuvent donner naissance qu'à des clairières à espèces peu nombreuses et, pour la plupart, acidophiles.

L'influence de l'ouverture de trouées sur la strate herbacée forestière apparait donc diverse et variable

selon les conditions édaphiques et les dimensions même de la clairière :

— L'accroissement du rayonnement énergétique solaire assure sur les sols relativement riches, un développement du tapis herbacé plus important que sous futaie et lui permet, par là même, d'être un révélateur plus efficace des conditions édaphiques.

— Ce même rayonnement solaire provoque, lorsqu'il est intense et prolongé, une dégradation progressive et une acidification des humus peu évolués et mal structurés à strate herbacée lâche (FAILLE, 1976 b); il influence alors, par voie d'enchainement, la composition même de cette strate herbacée.

— Si l'ouverture de la trouée est réduite, on assiste à un développement des espèces silvatiques particulièrement spectaculaire dans l'association des *Fagetalia*. Les graminées forment alors de petites taches très luxuriantes où certaines espèces, peu fréquentes, voire rares dans le sous bois — notamment des fougères — semblent trouver des conditions particulièrement favorables à leur complet épanouissement. Alors qu'aucune strate herbacée ne se développe sous les gaulis et perchis, trop sombres, et que même le sous bois des vieilles futaies semble n'offrir que les conditions d'éclairement strictement nécessaires à la survie des espèces sciaphiles, les petites clairières procurent à ces plantes un milieu plus éclairé, mais cependant ombragé et frais, où elles peuvent se développer et se reproduire abondamment. Ainsi, pour certaines espèces forestières, la trouée de faibles dimensions, stade normal de la dynamique sylvestre puisqu'elle résulte généralement de la mort sur pied d'un arbre devenu trop vieux, pourrait bien être la condition nécessaire à leur survie et à leur permanence dans une forêt naturelle dense telle qu'une hêtraie.

BIBLIOGRAPHIE

BOUCHON J., FAILLE A., LEMÉE G., ROBIN A. M., SCHMITT A., 1973. — Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. *Lab. Ecologie Végétale, Orsay*. 12 p. + 3 cartes.

BOURNERIAS M., 1968. — Guide des groupements végétaux de la région parisienne. *SEDES*, Paris, 290 p.

BROWN M. E., WORLEY D. P., 1965. — Some applications of the canopy camera in forestry. *J. for.*, **63**, (9), 674-680.

DUCHAUFOUR P., 1948. — Recherches écologiques sur la chênaie atlantique française. *Ann. Ec. Nat. E. et F.*, **11** (1), 332 p.

DUCHAUFOUR P., 1953. — De l'influence de la chaleur et des radiations sur l'activation de l'humus forestier. *R.F.F.*, **5** (3), 204-212.

FAILLE A., 1975 a. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Evolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *Oecol. Plant.*, **10** (1), 43-62.

FAILLE A., 1975 b. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairièrage sur les humus. *Oecol. Plant.*, **10** (4), 309-330.

GUINOCHET M., 1973 a. — Flore de France, Edit. du C.N.R.S. Paris, t 1, 366 p.

GUINOCHET M., 1973 b. — Phytosociologie, Masson, Paris, 227 p.

LEMÉE G., 1937. — Recherches écologiques sur la végétation du Perche Thèse, Paris, 389 p.

LEMÉE G., 1966. — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **113** (5-6), 305-323.

LEMÉE G., 1978. — La hêtraie naturelle de Fontainebleau, in : Problèmes d'Ecologie; structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres. Masson, Paris, 75-128.

WAGNER M., 1969. — Evaluation of forest border and forest clearing plant species. *Vegetatio*, **18**, (1-6), 91-103.